云　南　植　物　研　究　2010，**32**(5)：381～392
Acta Botanica Yunnanica　　DOI：10.3724/SP.J.1143.2010.10086

贯众属的叶表皮特征*

卢金梅，成　晓，李德铁**
（中国科学院昆明植物研究所生物多样性与生物地理学重点实验室，云南 昆明　650204）

摘要：对贯众属（*Cyrtomium*）19 种植物和近缘类群的 15 种植物的叶表皮形态特征进行了光学显微镜观察，并对包括贯众属 3 个亚系的模式种在内的 12 个种进行了扫描电镜观察。结果显示贯众属的叶表皮细胞为多边形或不规则形，垂周壁近平直、弓形、浅波状、波状至深波状。贯众属的气孔器分布于叶片下表皮，有无规则型、横列型和极附型三种类型，其中无规则型是主要的气孔器类型。气孔器表面观为宽椭圆形，长椭圆形，稀为近圆形，气孔外拱盖内缘近平滑、浅波状至啮齿一浅波状。大多数种类叶片表面角质膜具条纹，并常有条状隆起，或具颗粒等附属物。目前研究未发现可作为邢公侠二系四亚系诊断特征的明显的叶解剖特征。

关键词：贯众属；叶表皮解剖；气孔器类型
中图分类号：Q 944　　**文献标识码**：A　　**文章编号**：0253-2700(2010)05-381-12

Structural Characters of Leaf Epidermis in *Cyrtomium*（Fern）

LU Jin-Mei，CHENG Xiao，LI De-Zhu**
（*Key Laboratory of Plant Biodiversity and Biogeography*，*Kunming Institute of Botany*，
Chinese Academy of Sciences，Kunming 650204，China）

Abstract：The leaf epidermis of 19 species representing all four subseries of *Cyrtomium*，and 15 allied groups was investigated under light microscopy，of which twelve species including types of three subseries of *Cyrtomium* were observed under scanning electron microscopy. The form of epidermal cells of the *Cyrtomium* was usually polygonal or irregular，with the anticlinal walls nearly straight，arched，sinuolate，sinuous to sinuate. The stomatal apparatus in all species only existed on the abaxial epidermis. The major stomatal apparatus was anomocytic，while diacytic and polocytic types also occurred in *Cyrtomium*. The stomata on a single leaf belonged to two or more types in most species. Under SEM，the inner margin of the outer stomatal rim ranged from nearly-smooth to sinuolate or erose，and the cuticular membrane of the leaf epidermis was striated，but sometimes with granula. The present study implied that there are no distinct characters of the leaf epidermis to distinguish and diagnose two series and four subseries of *Cyrtomium* in Shing′s classification.

Key words：*Cyrtomium*；Leaf epidermis；Stomatal apparatus types

贯众属（*Cyrtomium* C. Presl）是鳞毛蕨科的一个中等大小的属，主要分布于亚洲东部，以中国西南地区为分布中心（孔宪需，2001）。该属自 1836 年建立以来，倍受蕨类植物学家的关注，描述了很多种（Christensen，1930；Tagawa，1934；Ching，1936；邢公侠，1965；李建秀，1984；Wu and Mitsuta，1985；孔宪需和王培善，1997；吴世福，1997；Wu 等，2005）。

邢公侠（1965）曾对贯众属做了系统的分类修订，根据叶片质地、羽片边缘是否有齿将贯众

* 基金项目：国家自然科学基金资助项目（30800063）；中国科学院知识创新工程重要方向项目（KSCX2-YW-Z-031）；云南省应用基础研究计划面上项目（2006C0051M）；中国科学院大科学装置开放研究项目（2009-LSF-GBOWS-01）
** 通讯作者：Author for correspondence；E-mail：dzl@mail.kib.ac.cn
收稿日期：2010-04-26，2010-07-02 接受发表
作者简介：卢金梅（1977—）女，副研究员，主要从事蕨类植物的系统学与生物地理学研究。

属分为全缘系和有齿系，又依据侧生羽片的形状将全缘系分为心基亚系和圆基亚系，依据先端有无分离羽片将有齿系分为羽裂亚系和顶羽亚系，即建立了一个包括有2系4亚系的分类系统。中国植物志部分地接受了邢公侠的属下分类系统，将中国分布的贯众属分为全缘系和有齿系，但没有再细分亚系（孔宪需，2001）。孔宪需（2001）将邢公侠系统中的种进行了大量归并，包括1965年以后发表的7个种，共记载了38种（及1存疑种）贯众属植物。

自邢公侠对该属进行修订后的40年间，尽管分类学理论在不断完善，研究方法与手段在不断更新，却始终没有人对该属进行全面的系统学研究。作者近年来陆续开展了对贯众属部分种的形态地理学、细胞学与分子系统学研究。研究发现本属的分类存在着很大问题：贯众属不是一个自然的单系类群，不管是系、亚系的划分，还是种的定义都需要重新考查论证（Lu等，2005）。

蕨类植物学家常运用孢子囊群、孢子形态、叶脉类型和表皮附属物形态等特征来解决一些分类学和系统学的问题。气孔器类型（包括气孔周围副卫细胞的有无、数目和排列方式以及气孔器的来源与发育方式）是一个有价值的分类学性状，它是植物具备的一个稳定性状，可以为系统学家们提供一些系统信息（Baranova，1992）。成熟叶片上气孔器的相似度常可作为两个类群有近缘关系的依据，尤其是将其与其它性状相结合进行分析的时候更是如此（Wilkinson，1979）。

上世纪60及70年代，国外的分类学家们就已经做了一些蕨类植物的叶表皮解剖的奠基工作。Thurston（1969）阐述了气孔器类型在蕨类植物中具有的重要系统意义，他按照形成成熟气孔复合体及周围的副卫细胞所需要的细胞分裂的次数和方向建立了4种6亚种基本气孔模式。Van Cotthem（1970a，b）研究了整个真蕨亚门的叶表皮，观察到5种新的气孔类型，他提出蕨类植物中共存在12种气孔类型。Van Cotthem（1970a）认为相对于气孔的大小和形状来说，气孔的数量、分布及位置具有较少的分类价值。近年来，叶表皮特征的研究已引起越来越多的植物学工作者的关注，并将其广泛应用于分类学领域。国内的一些学者近年来也做过一部分蕨类植物的叶比较解剖及叶表皮的解剖观察（王秀华，2001；李艳晖等，2004；邢怡等，2004；周凤琴等，2006；戴锡玲，2009）。然而，系统地对蕨类植物的科、属进行叶表皮解剖的研究并不多见。世界性分布的大科鳞毛蕨科的情况也不例外，大多数属并没有叶表皮解剖的研究报道。郭庆梅等（1999）对山东鳞毛蕨属的11种植物进行了比较形态解剖研究，其结果表明鳞毛蕨属的叶表皮形态特征可作为种间分类的依据。张丽兵（1996）利用光学显微镜对耳蕨属的后生耳蕨组和新生耳蕨组的34个种40个样品的叶表皮形态特征进行了研究，结果表明耳蕨属的气孔类型、大小、气孔指数及表皮细胞形状具有一定的稳定性，可以作为这两个组植物系统与分类的依据。Yatskievych（1996）对显脉蕨属的部分种做了一些较为系统的叶表皮解剖工作，其研究表明显脉蕨属的叶表皮细胞是不规则的，垂周壁深波状，气孔为或多或少的极附型。他还指出该属的叶表皮细胞大小在同种不同样品间的差异太大，所以不适于用于评断倍性；而气孔（保卫细胞的长度）的一些测量值在诊断倍性时则是一个更为稳定的性状（Yatskievych，1996）。Kurata and Nakaike（1979）在“Illustrations of Pteridophytes of Japan”中展示了分布于日本的5种贯众属植物的叶表皮形态特征，其结果显示，该属的叶表皮细胞垂周壁弓形、浅波状或波状，气孔类型为无规则型。周凤琴等（1999）对山东分布的贯众属5种植物也进行过形态解剖学的研究，结果表明其中多数种叶上表皮细胞外切向壁呈半圆形或微波状突起，叶表皮细胞垂周壁波状或深波状弯曲，为典型的裂片状交错搭接型，气孔类型有胞环型、极附型、周胞型、直轴式（横列型）和共极附型5种类型。

本研究的目的在于通过光学显微镜和扫描电子显微镜观察，对贯众属及近缘类群进行系统的叶表皮解剖研究，以期为解决这个属的属内种间关系提供一些新的数据资料。

1 材料与方法

本研究对代表贯众属及其近缘类群的34个种进行了取样，大多数研究材料为新鲜叶片或硅胶干燥的叶片，少数几个种取自中国科学院昆明植物研究所标本馆（KUN）的腊叶标本。凭证标本存于KUN、E、MO或VT（表1）。

表1　光学显微镜下贯众属植物的叶表皮特征（表面观）

Table 1　Characters of leaf epidermis of *Cyrtomium* under LM (surface view)

Taxa	Voucher (herbarium)	Adaxial epidermis		Size of stomata (μm^2)	Stomatal index	Type of Stomatal apparatus	Plate
		Shape of cells	Pattern of anticlinal				
背囊复叶耳蕨 *Arachniodes cavalerii* (Christ) Ohwi	LJM 169 (KUN)	Pol	Str-arc	54.9×40	13	Anomo, Dia, Polo	Ⅱ: 16, Ⅳ: 46
离脉柳叶蕨 *Cyrtogonellum caducum* Ching	LJM 001 (KUN) (KUN)	Pol	Str-arc	54.5×41.6	13.3	Anomo	Ⅱ: 17, Ⅳ: 47
柳叶蕨 *C. fraxinellum* (Christ) Ching	LJM 002 (KUN)	Pol	Str-arc	60×46.6	19	Anomo, Dia	Ⅱ: 18, Ⅳ: 48
斜基柳叶蕨 *C. inaequale* Ching	LJM 047 (KUN)	Pol	Str-arc	37.2×26.1	13.7	Anomo, Dia	Ⅱ: 19, Ⅳ: 49
鞭叶蕨 *Cyrtomidictyum lepidocaulon* (Hook.) Ching	LJM 181 (KUN)	Pol	Str-arc	32.3×26.6	18.8	Polo, Anomo, Dia	Ⅱ: 20, Ⅳ: 50
等基贯众 *Cyrtomium aequibasis* (C. Chr.) Ching	LJM 049 (KUN)	Pol	Str-arc	50.6×38.3	15.7	Anomo*, Dia, Polo	Ⅰ: 1, Ⅲ: 31
镰羽贯众 *C. balansae* (Christ) C. Chr.	MMO 03-313 (KUN)	Pol	Str-arc	70×55.6	11.5	Anomo	Ⅰ: 2, Ⅲ: 32
刺齿贯众 *C. caryotideum* (Wall. ex Hook. et Grev.) C. Presl	LJM 026 (KUN)	Pol	Str-arc	46.4×27.9	10.7	Anomo*, Dia	Ⅰ: 3, Ⅲ: 33
秦氏贯众 *C. chingianum* P. S. Wang	LJM 032 (KUN)	Pol	Str-arc	44.3×40.5	17.6	Anomo	
披针贯众 *C. devexiscapulae* (Koidz.) Ching	LJM 030 (KUN)	Pol	Str-arc	48.5×32.7	13.7	Anomo*, Dia, Polo	Ⅰ: 4, Ⅲ: 34
全缘贯众 *C. falcatum* (L. f.) C. Presl	LJM 059 (KUN)	Pol	Str-arc	26.9×16.1	14.6	Anomo, Dia	Ⅰ: 5, Ⅲ: 35
贯众 *C. fortunei* J. Sm.	LJM 027 (KUN)	Pol	Str-arc	48.2×29.1	9.8	Anomo*, Polo	Ⅰ: 6, Ⅲ: 36
惠水贯众 *C. grossum* Christ	LJM 028 (KUN)	Pol	Str-arc	33.8×27.5	20.7	Anomo, Dia	Ⅰ: 7, Ⅲ: 37
贵州贯众 *C. guizhouense* H. S. Kung et P. S. Wang	LJM 029 (KUN)	Pol	Str-arc	46.4×42	11.4	Anomo*, Polo	Ⅰ: 8, Ⅲ: 38
单叶贯众 *C. hemionitis* Christ	LJM 012 (KUN)	Irr	Sin	34.9×27.2	12.6	Anomo	Ⅰ: 9, Ⅲ: 39
尖羽贯众 *C. hookerianum* (C. Presl) C. Chr.	LJM 056 (KUN)	Pol	Str-arc	52.5×35	8.5	Anomo, Dia	Ⅰ: 10, Ⅲ: 40
小羽贯众 *C. lonchitoides* (Christ) Christ	LJM 055 (KUN)	Pol	Str-arc	41.6×26	14.8	Anomo, Dia, Polo	Ⅰ: 11, Ⅲ: 41
大叶贯众 *C. macrophyllum* (Makino) Tagawa	LJM 057 (KUN)	Pol	Str-arc	66.6×36	11.3	Anomo	Ⅰ: 12, Ⅲ: 42
低头贯众 *C. nephrolepioides* (Christ) Cop.	LJM 022 (KUN)	Pol	Str-arc	49×31.5	14.7	Anomo*, Polo	Ⅰ: 13, Ⅲ: 43
峨嵋贯众 *C. omeiense* Ching et Shing	LJM 037 (KUN)	Pol	Str-arc	34.2×22.5	7.1	Anomo	
邢氏贯众 *C. shingianum* H. S. Kung et P. S. Wang	LJM 034 (KUN)	Pol	Str-arc	42.8×38.2	15.8	Anomo	
单行贯众 *C. uniseriale* Ching	LJM 054 (KUN)	Irr	Sin	52.6×46.4	15.6	Anomo, Dia	
线羽贯众 *C. urophyllum* Ching	LJM 043 (KUN)	Irr	Sin	39.5×30.4	9.5	Anomo	Ⅰ: 14, Ⅲ: 44
云南贯众 *C. yunnanense* Ching et Shing	LHZ-f1 (KUN)	Pol	Str-arc	46.6×35	13	Anomo*, Polo	Ⅰ: 15, Ⅲ: 45
欧洲鳞毛蕨 *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott	19973040 (E)	Irr	Sin	47.5×35	16.3	Anomo, Dia	Ⅱ: 21, Ⅳ: 51
石盖蕨 *Lithostegia foeniculacea* (Hook.) Ching	LJM 155 (KUN)	Irr	Sin	39.8×23.5	14.2	Anomo, Aniso, Tetra	Ⅱ: 22, Ⅳ: 52
Phanerophlebia macrosora (Baker) Under.	Yatskievych 11 (MO)	Pol	Str-arc	36.6×27	11.2	Anomo*, Polo	Ⅱ: 23, Ⅳ: 53
P. nobilis (Schltdl. & Cham.) C. Presl var. *nobilis*	1988-1182 (E)	Pol	Str-arc	37.2×29.2	19.8	Polo*, Anomo	Ⅱ: 24, Ⅳ: 54
P. nobilis var. *remotispora* (E. Fourn.) Yatsk.	Yatskievych 17 (MO)	Pol	Str-arc	40×26.7	15.1	Anomo*, Polo, Dia	Ⅱ: 25, Ⅳ: 55
毛发耳蕨 *Polystichum crinigerum* (C. Chr.) Ching	LJM 062 (KUN)	Pol	Str-arc	41.7×29.6	12.1	Anomo*, Dia, Tetra Aniso	Ⅱ: 26, Ⅳ: 56
矛状耳蕨 *P. lonchitis* (L.) Roth	Zika 18981 (VT)	Pol	Str-arc	37.1×30.4	19.5	Anomo	Ⅱ: 27, Ⅳ: 57
多羽耳蕨 *P. subacutidens* Ching ex L. L. Xiang	LJM 060 (KUN)	Pol	Str-arc	38.2×28	11	Anomo, Aniso	Ⅱ: 28, Ⅳ: 58
剑叶耳蕨 *P. xiphophyllum* (Baker) Diels	LJM 038 (KUN)	Pol	Str-arc	43.7×29.6	18.4	Anomo	Ⅱ: 29, Ⅳ: 59
玉龙蕨 *Sorolepidium glaciale* Christ	LJM 093 (KUN)	Pol	Str-arc	40×25.4	33.1	Anomo	Ⅱ: 30, Ⅳ: 60

Irr=irregular; Pol=polygonal; Str-arc=straight to arched; Sin=sinuous; Anomo=anomocytic; Dia=diacytic; Polo=polocytic; Trtra=tetracytic; Aniso=anisocytic * mojor stomatal type

用于光学显微镜观察的小羽片先浸泡于Jeffrey溶液(Stace，1965)(10%铬酸和10%硝酸混合)中3～28 h，直至角质层与叶肉分离，蒸馏水冲洗后剥离上下表皮；1%番红染色，系列酒精脱水，二甲苯透明；最后用中性树胶封片。绝大部分观察材料取自脉间区域(少数种的小羽片太小，无法取到视野面积的脉间区域)。为了检测叶表皮结构的一致性，每个种至少选取3～6张制片，或来自同种的不同叶片、或同一叶片的不同部位。扫描电镜的观察材料先用蒸馏水进行清洗，干后将其剪成合适大小的小块，粘在双面胶纸上，镀膜后在KYKY-1000B扫描电镜下观察照相。所用术语参考Van Cotthem(1970a)，Wilkinson(1979)和Baranova(1987，1992)，对叶表皮的描述性术语则根据Dilcher(1974)。

2 结果

光学显微镜和扫描电子显微镜下的叶表皮特征分别总结于表1和表2。气孔大小的数值是对5～6张(至少不少于3张)片子上的至少20个气孔的统计数值进行平均后的值，气孔指数(气孔数目/(气孔数目+表皮细胞数目)×100)也是对5～6张(至少不少于3张)片子上的气孔、表皮细胞进行统计后计算而得。

2.1 叶表皮细胞

贯众属的叶表皮细胞在光学显微镜下通常为近多边形或不规则形，垂周壁近平直、弓形、浅波状、波状至深波状。大多数种的上下叶表皮的形态略有不同，通常来讲，下表皮细胞垂周壁的波状幅度大于上表皮细胞，如：*Cyrtomium guizhouense*(图版Ⅰ：8，图版Ⅲ：38)和*C. urophyllum*(图版Ⅰ：14，图版Ⅲ：44)。也有一些种的上、下表皮细胞基本相似，如：*C. nephrolepioides*(图版Ⅰ：13，图版Ⅲ：43)和*C. yunnanense*(图版Ⅰ：15，图版Ⅲ：45)。

上表皮细胞垂周壁平直、弓形、浅波状或波状，其排列规则或不规则，大致可以分为以下两种类型。

(1)上表皮细胞为不规则的多边形，垂周壁平直、弓形至浅波状。如：*C. falcatum*，*C. guizhouense*，*C. hemionitis*与*C. urophyllum*。*Lithostegia foeniculacea*，*Polystichum xiphophyllum*和显脉蕨属的3个种*Phanerophlebia noblis* var. *nobilis*，*P. macrosorus*，*P. noblis* var. *remotosposa*也具有该特征。

(2)上表皮细胞为不规则的多边形，垂周壁细胞为波状至深波状。目前观察中的大多数贯众属植物材料属于这种类型，例如，*C. fortunei*，*C. hookerianum*，*C. nephrolepioides*和*C. yunnanense*。鳞毛蕨科中其它近缘类群也大多属于该类型。如：*Arachniodes cavalerii*，*Cyrtogonellum inaequale*，*Cyrtomidictyum lepidocaulon*，*Dryopteris filix-mas*，*Polystichum lonchitis*和*Sorolepidium glaciale*。

大多数贯众属植物的叶表皮细胞的长宽比(L/W)约为2。而*Polystichum xiphophyllum*和*Lithostegia foeniculacea*的这个比率则约为5甚至超过5(图版Ⅱ：22，29，图版Ⅳ：52，59)。耳蕨属的大多数种和玉龙蕨属的上表皮细胞较长、或多或少为长方形。

表2 扫描电镜下贯众属植物的叶片下表皮特征(表面观)

Table 2 Characters of leaf abaxial epidermis of *Cyrtomium* under SEM (surface view)

Taxa	Cuticular membrane	Shape of guarde cells	Inner margin of outer stomatal rim	Voucher	Plate Ⅴ
Arachniodes cavalerii	Striate and granular	wide ellipitic	sinuolate	LJM 169	71
Cyrtogonellum fraxinellum	Striae	wide ellipitic	sinuolate	LJM 002	64
Cyrtomidictyum lepidoncaulon	Striate and granular	wide ellipitic	sinuolate	LJM 181	65
Cyrtomium balansae	Striae	suborbiculate	sinuolate	LJM 182	63
C. falcatum	Striate	wide ellipitic	sinuolate	LJM 059	61
C. nephrolepioides	Granulated	suborbiculate	sinuolate-erose	LJM 022	62
Dryopteris filix-mas	Striate	wide ellipitic	sinuolate	Fraser-Jenkins 4565	72
Phanerophlebia nobilis var. *nobilis*	Striate and granular	wide ellipitic	sinuolate-erose	1988-1182	66
Polystichum lonchitis	Inflated striate	suborbiculate	sinuolate	Zika 18981	67
P. subacutidens	Striate	wide ellipitic	sinuolate	LJM 060	68
P. xiphophyllum	Striate	long ellipitic	sinuolate	LJM 038	69
Sorolepidium glaciale	Striate	long ellipitic	nearly smooth	LJM 093	70

2.2　气孔器

气孔器分布于叶片的下表皮，贯众属具有三种气孔器类型：极附型、横列型和无规则型，其中无规则型为主要的气孔器类型。大多数种的同一叶片上存在两种或更多种类型的气孔器，*Cyrtomium balansae*、*C. hemionitis* 和 *C. machrophyllum* 等 7 种贯众属植物仅具无规则型的气孔器。柳叶蕨属和鞭叶蕨属的植物也都具有三种不同的气孔器类型——无规则型、极附型和或多或少的横列型，其中无规则型为绝对优势的气孔器类型（图版Ⅳ：47～50）。耳蕨属的气孔器类型多样性非常丰富，目前观察的 4 个种具有无规则型、不等细胞型和横列型（图版Ⅳ：56～59）。在鳞毛蕨科内，即使有的种（如耳蕨属的部分种和石盖蕨）具有四细胞型和不等细胞型的气孔器类型，也只占气孔器类型的很小比例。

2.3　保卫细胞

气孔器主要由保卫细胞构成，其表面观为宽椭圆形，长椭圆形，稀为近圆形，长宽比率为 1.1～1.85/1。保卫细胞外壁存在不同形状和不同程度的加厚，即形成气孔外拱盖（outer stomatal ledge or rim）。所观察的 12 种植物，按照其叶片下表皮气孔外拱盖内缘的纹饰特征，可分为两类：

（A）气孔外拱盖内缘啮齿－浅波状，如：*C. nephrolepioides*（图版Ⅴ：62）和 *Phanerophlebia noblis* var. *nobilis*（图版Ⅴ：66）。

（B）气孔外拱盖内缘浅波状，所观察的大多数种为此种类型。如：*Cyrtomium falcatum*（图版Ⅴ：61）和 *Dryopteris filix-mas*（图版Ⅴ：72）。

（C）气孔外拱盖内缘近平滑，如：*S. glaciale*（图版Ⅴ：70）。

绝大部分种的气孔器中保卫细胞有不同程度的下陷，尤其是 *C. falcatum* 的下陷程度最为显著。有些种的保卫细胞两端有 T 型加厚，如 *Polystichum lonchitis*（图版Ⅴ：67）等。

2.4　角质膜

贯众属植物的叶表皮无毛，所观察的大多数植物叶片表面角质膜具条纹，并常有条状隆起，有些种类还具有颗粒等附属物。按照角质膜的特征，所观察的植物可划分为以下三类：

（A）角质膜仅具条纹，并常有条状隆起：具这一类型角质膜的种最多，如：*C. falcatum*（图版Ⅴ：61）。

（B）角质膜具颗粒：如 *C. nephrolepioides*（图版Ⅴ：62）

（C）角质膜常具条纹状，并伴有颗粒状附属物：如 *Cyrtomidictyum lepidoncaulon*（图版Ⅴ：65）。

3　讨论

一般说来，副卫细胞的轮廓在属级水平是一致的，因此有时可以作为一个属的特征（Wilkinson，1979）。一个羽片上的气孔器类型往往不只一种，所以观测气孔器类型的变异程度、决定主要的气孔器类型和记录各个类型的比例是很必要的。因为这些异质性的发生，在分类学研究中，气孔器特征必须和其它性状一起使用来推导类群间的亲缘关系（Baranova，1992）。气孔同型的叶还是气孔异型的叶何者分化更早的争论一直在继续。然而，大多数解剖学家支持气孔同型比较原始的观点。目前研究中，只有几个类群是气孔同型的而大多数类群均为气孔异型的类型。

Kurata and Nakaike（1979）的研究表明贯众属的 5 种植物仅具有无规则型一种气孔类型；而周凤琴等（1999）基于对山东分布的贯众属 5 种植物的研究则提出贯众属具有 5 种气孔类型：胞环型、极附型、周胞型、直轴式（横列型）和共极附型。目前研究对贯众属的 19 个种进行了 LM 观察，对其中三个亚系的模式种进行了 SEM 观察。结果表明这个属具有无规则型、横列型和极附型 3 种气孔器类型，其中无规则型是主要的气孔器类型。Stebbins amd Khush（1961）提出，每个科有一个主要的气孔器类型，这个占绝对优势的气孔器类型就是这个科的特性；而无规则型的气孔器类型就是贯众属的特性。不同作者的研究结果如此不同，可能有两个原因。首先，研究对象及每个研究材料所制玻片的数量可能不同；第二，不同作者对于气孔类型的划分归类标准可能略有差异。

作者近年来陆续开展了贯众属部分种的形态地理学、细胞学与分子系统学研究。这些研究发现除非将有齿系的羽裂亚系分离出去，贯众属不是一个自然的单系类群（Lu 等，2005，2007）；形态学、细

胞学与分子系统学研究并不支持贯众属中某些狭域分布的分类单元独立为种（Lu 等，2005，2006，2007）。目前研究也没有发现可作为邢公侠的二系四亚系的诊断特征的叶表皮形态特征。

研究显示气孔器的变异度与叶片的成熟度、叶片在植株上所处的位置及植物生长的环境有很大关系。目前的实验材料，有的采自野外、有的采自温室、还有些取自腊叶标本，因此气孔器的大小和气孔指数并不太适合作为评价属内种间关系的诊断性状。贯众属的叶表皮细胞的大小、形状及气孔器大小、类型（排列方式）的稳定性不高，且与鳞毛蕨科内其它类群相似，将其作为分类学性状的意义不大。但有些气孔器的性状特征也许可作为鉴定某个类群的特征，比如，全缘贯众的气孔器严重下陷，低头贯众的角质膜具颗粒。

解剖学证据本身并不能形成一个系统的分类基础，解剖学性状的系统意义在于提供“否定的分离”而非后代进化链上的正面证据（Van Cotthem，1973）。为了彻底解决贯众属内的种间关系，应该深入开展多学科的研究。

致谢 感谢美国佛蒙特州大学 David S. Barrington 教授及密苏里植物园的 George Yatskievych 博士及爱丁堡植物园不知名的材料提供者；昆明植物所樊熙楷先生帮忙完成叶表皮的扫描照相。

〔参 考 文 献〕

孔宪需，2001. 鳞毛蕨科（2）. 中国植物志［M］. 北京：科学出版社，**5**（2）：184—222

周凤琴，张胜艳，李建秀等，1999. 山东产贯众属植物形态解剖学的研究［A］. 见：张宪春，邢公侠编，纪念秦仁昌论文集［C］. 北京：中国林业出版社，370—379

郭庆梅，高慧，郑吉营等，1999. 山东产鳞毛蕨属植物形态解剖学的研究［A］. 见：张宪春，邢公侠编，纪念秦仁昌论文集［C］. 北京：中国林业出版社，316—327

Baranova MA，1987. Historical development of the present classification of morphological types of stomates［J］. *The Botanical Review*，**53**：53—79

Baranova MA，1992. Principles of comparative stomatographic studies of flowering plants［J］. *The Botanical Review*，**58**：49—99

Ching RC，1936. On the genus *Cyrtomium* Pr［J］. *Bulletin of the Chinese Botanical Society*，**2**：85—106

Christensen C，1930. The Genus *Cyrtomium*［J］. *American Fern Journal*，**20**：41—52

Dai XL（戴锡玲），Wang QX（王全喜），Li XG（李新国）*et al.*，2009. The leaf epidermis characteristics of six species of *Coniogramme*［J］. *Bulletin of Botanical Research*（植物研究），**29**（1）：33—38

Dilcher DL，1974. Approaches to the identification of angiosperm leaf remains［J］. *The Botanical Review*，**40**：1—157

Kurata S，Nakaike T，1979. Illustrations of Pteridophytes of Japan［M］. Tokyo：University of Tokyo Press

Kung HS（孔宪需），Wang PS（王培善），1997. New materials for the *Cyrtomium* Presl of China［J］. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*（应用与环境生物学报），**3**：23—25

Li JX（李建秀），1984. New ferns from Shandong province［J］. *Bulletin of Botanical Research*（植物研究），**4**：142—146

Li YH（李艳晖），Liu B（刘斌），Liu XL（刘晓铃）*et al.*，2004. Observation of the characteristic of 13 fern's leaf epidermis in Shanxi［J］. *Journal of Shanxi University*（Natural Science Edition）（山西大学学报：自然科学版），**27**（4）：397—401

Lu JM，Li DZ，Gao LM *et al.*，2005. Paraphyly of *Cyrtomium*（Dryopteridaceae）：evidence from *rbc*L and *trn*L-F sequence data［J］. *Journal of Plant Research*，**118**：129—135

Lu JM，Cheng X，Wu D *et al.*，2006. Chromosome study of the fern genus *Cyrtomium*（Dryopteridaceae）［J］. *Botanical Journal of the Linnean Society*，**150**：221—228

Lu JM，Barrington DS，Li DZ，2007. Molecular phylogeny of the polystichoid ferns in Asia based on *rbc*L sequences［J］. *Systematic Botany*，**32**（1）：26—33

Shing KH（邢公侠），1965. A taxonomical study of the genus *Cyrtomium* Presl［J］. *Acta Phytotaxonomica Sinica*（植物分类学报），**Ⅰ**：1—48

Stace CA，1965. Cuticular studies as an aid to plant taxonomy［J］. *Bulletin of the British Museum（Natural History）Botany*，**4**：1—78

Stebbins GL，Khush GS，1961. Variation in the organization of the stomatal complex in the leaf epidermis of monocotyledons and its bearing on their phylogeny［J］. *American Journal of Botany*，**48**（1）：51—59

Tagawa M，1934. A review of the *Cyrtomium* of Japan［J］. *Acta Phytotaxonomica et Geobotanica*，**3**（2）：57—67

Thurston EL，1969. Taxonomic significance of stomatal patterns in the ferns［J］. *American Fern Journal*，**59**：68—79

Van Cotthem WRJ，1970a. A classification of stomatal types［J］. *Botanical Journal of the Linnean Society*，**63**（3）：235—246

Van Cotthem WRJ，1970b. Comparative morphological study of the stomata in the Filicopsida［J］. *Bulletin du Jardin Botanique National de Belgique*，**40**：81—239

Van Cotthem WRJ，1973. Stomatal types and systematics［J］. *Botanical Journal of the Linnean Society*，**67**（Supp. 1）：59—71

Wang XH（王秀华），2001. A study on the leaf comparative anatomy of Dryopteridaceae in Northeast of China［J］. *Bulletin of Botanical Research*，**21**(2)：202—205

Wilkinson HP，1979. Anatomy of the Dicotyledons［M］. 2nd ed. Oxford：Clarendon Press，97—165

Wu SF（吴世福），1997. A new species of *Cyrtomium* from Hunan［J］. *Journal of Wuhan Botanical Research*（武汉植物学研究），**15**：218—220

Wu SK，Mitsuta S，1985. Two new species of cyrtomioid ferns from limestone area of Yunnan［J］. *Acta Phytotaxonomica et Geobotanica*，**36**：22—26

Wu SK，Phan KL，Xiang JY，2005. A new genus and two new species of ferns from Vietnam［J］. *Novon*，**15**(1)：245—249

Xing Y（邢怡），Dang AZ（党安志），Liu BD（刘保东），2004. The scanning electron microscope observation of the fern sporange and the fern leaf epidermis in Heilongjiang Province［J］. *Bulletin of Botanical Research*（植物研究），**24**(4)：413—416

Yatskievych G，1996. A revision of the fern genus *Phanerophlebia*（Dryopteridaceae）［J］. *Annals of the Missouri Botanical Garden*，**83**：168—199

Zhang LB（张丽兵），1996. Study on foliar epidermis of Chinese Sect. *Metapolystichum* Tagawa and Sect. *Neopolystichum* Ching（*Polystichum* Roth）［J］. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*（应用与环境生物学报），**2**(4)：361—368

Zhou FQ（周凤琴），Guo QH（郭庆梅），Tang SY（汤淑彧）*et al.*，2006. Morphology and anatomy of two Athyriaceae genera growing in Shandong［J］. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*（西北植物学报），**26**：1569—1574

图 版 说 明

图版Ⅰ：1～15. 光学显微镜下叶片上表皮特征　1. 等基贯众；2. 镰羽贯众；3. 刺齿贯众；4. 披针贯众；5. 全缘贯众；6. 贯众；7. 惠水贯众；8. 贵州贯众；9. 单叶贯众；10. 尖羽贯众；11. 小羽贯众；12. 大叶贯众；13. 低头贯众；14. 线羽贯众；15. 云南贯众. 比例尺为 35 微米.

图版Ⅱ：16～30. 光学显微镜下叶片上表皮特征　16. 背囊复叶耳蕨；17. 离脉柳叶蕨；18. 柳叶蕨；19. 斜基柳叶蕨；20. 鞭叶蕨；21. 欧洲鳞毛蕨；22. 石盖蕨. 23. *Phanerophlebia macrosorus*；24. *Phanerophlebia nobilis* var. *noblis*；25. *Phanerophlebia nobilis* var. *remotospora*；26. 毛发耳蕨；27. 矛状耳蕨；28. 多羽耳蕨；29. 剑叶耳蕨；30. 玉龙蕨. 比例尺为 35 微米.

图版Ⅲ：31～45. 光学显微镜下叶片下表皮特征　31. 等基贯众；32. 镰羽贯众；33. 刺齿贯众；34. 披针贯众；35. 全缘贯众；36. 贯众；37. 惠水贯众；38. 贵州贯众；39. 单叶贯众；40. 尖羽贯众；41. 小羽贯众；42. 大叶贯众；43. 低头贯众；44. 线羽贯众；45. 云南贯众. 比例尺为 35 微米

图版Ⅳ：46～60. 光学显微镜下叶片下表皮特征　46. 背囊复叶耳蕨；47. 离脉柳叶蕨；48. 柳叶蕨；49. 斜基柳叶蕨；50. 鞭叶蕨；51. 欧洲鳞毛蕨；52. 石盖蕨；53. *Phanerophlebia macrosorus*；54. *Phanerophlebia nobilis* var. *noblis*；55. *Phanerophlebia nobilis* var. *remotosposa*；56. 毛发耳蕨；57. 矛状耳蕨；58. 多羽耳蕨；59. 剑叶耳蕨；60. 玉龙蕨. 比例尺为 35 微米

图版Ⅴ：61～72. 扫描电镜下叶表皮特征　61. 全缘贯众；62. 低头贯众；63. 镰羽贯众；64. 柳叶蕨；65. 鞭叶蕨；66. *Phanerophlebia nobilis* var. *nobilis*；67. 矛状耳蕨；68. 多羽耳蕨；69. 剑叶耳蕨；70. 玉龙蕨；71. 背囊复叶耳蕨；72. 欧洲鳞毛蕨. 比例尺为 10 微米

Explanations of Plates

Plate I：1－15. LM photographs of shape of adaxial epidermal cells 1. *Cyrtomium aequibasis*；2. *C. balansae*；3. *C. caryotideum*；4. *C. devexiscapulae*；5. *C. falcatum*；6. *C. fortunei*；7. *C. grossum*；8. *C. guizhouense*；9. *C. hemionitis*；10. *C. hookeriamum*；11. *C. lonchitoides*；12. *C. macrophyllum*；13. *C. nephrolepioides*；14. *C. urophyllum*；15. *C. yunnanense*. All scale bar 35 μm.

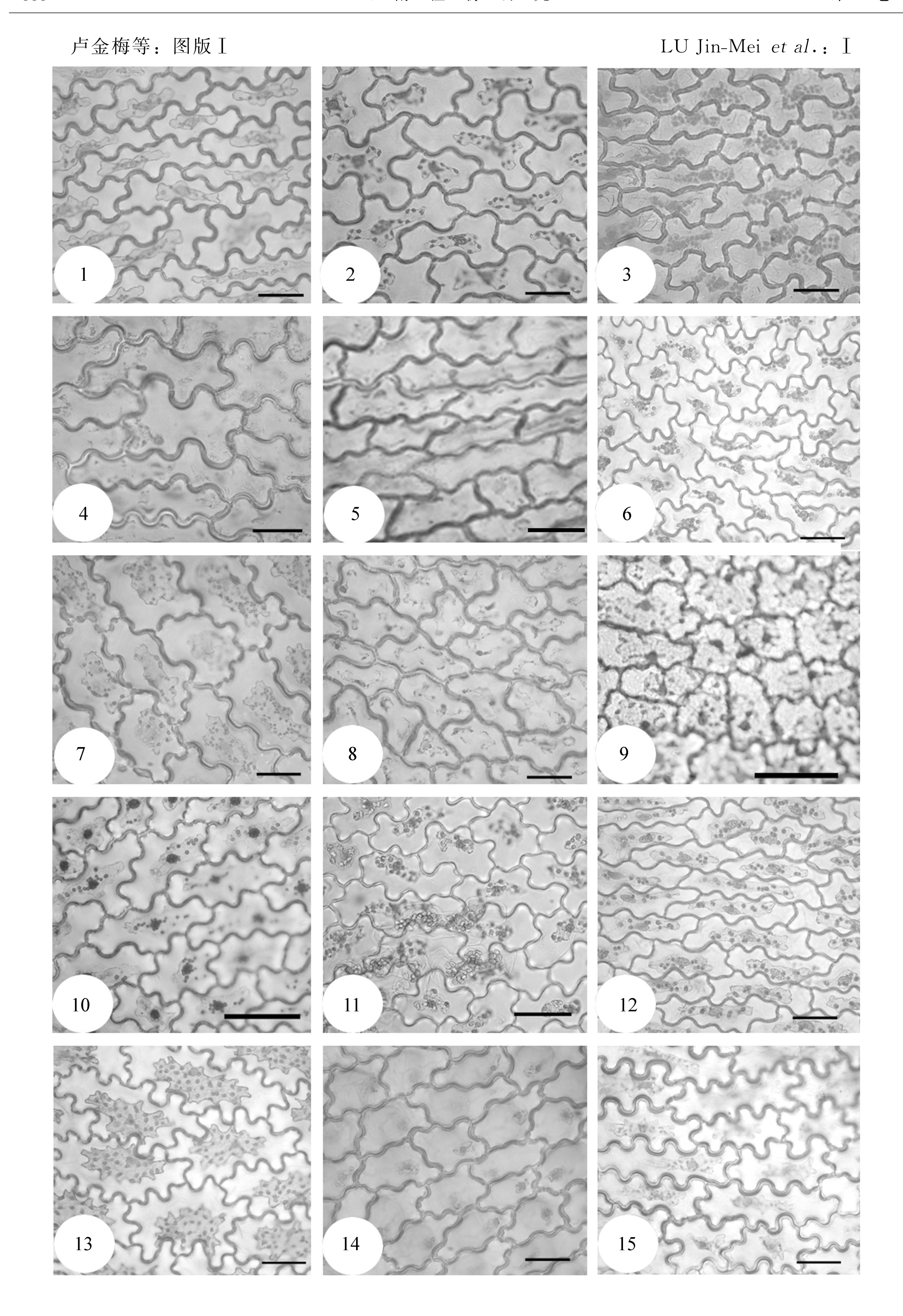
Plate II：16－30. LM photographs of shape of adaxial epidermal cells 16. *Arachniodes cavalerii*；17. *Cyrtogonellum caducum*；18. *C. fraxinellum*；19. *C. inaequale*；20. *C. lepidocaulon*；21. *Dryopteris filix-mas*；22. *Lithostegia foeniculacea*；23. *Phanerophlebia macrosorus*；24. *P. nobilis* var. *noblis*；25. *P. nobilis* var. *remotosposa*；26. *Polystichum crinigerum*；27. *P. lonchitis*；28. *P. subacutidens*；29. *P. xiphophyllum*；30. *Sorolepidium glaciale*. All scale bar 35 μm.

Plate III：31－45. LM photographs of shape of abaxial epidermal cells 31. *Cyrtomium aequibasis*；32. *C. balansae*；33. *C. caryotideum*；34. *C. devexiscapulae*；35. *C. falcatum*；36. *C. fortunei*；37. *C. grossum*；38. *C. guizhouense*；39. *C. hemionitis*；40. *C. hookeriamum*；41. *C. lonchitoides*；42. *C. macrophyllum*；43. *C. nephrolepioides*；44. *C. urophyllum*；45. *C. yunnanense*. All scale bar 35 μm.

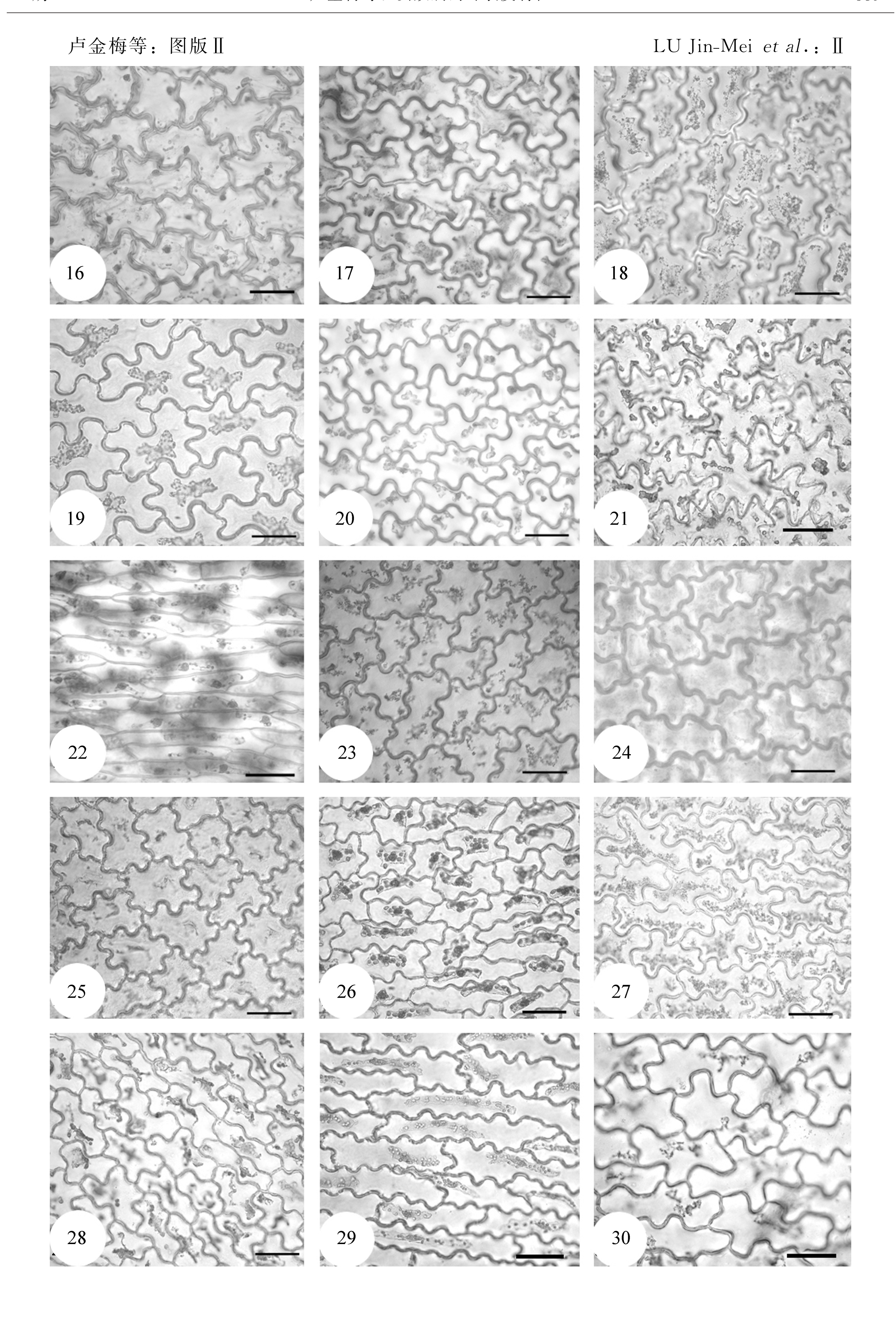
Plate IV：46－60. LM photographs of shape of abaxial epidermal cells 46. *Arachniodes cavalerii*；47. *Cyrtogonellum caducum*；48. *C. fraxinellum*；49. *C. inaequale*；50. *C. lepidocaulon*；51. *Dryopteris filix-mas*；52. *Lithostegia foeniculacea*；53. *Phanerophlebia macrosorus*；54. *P. nobilis* var. *noblis*；55. *P. nobilis* var. *remotosposa*；56. *Polystichum crinigerum*；57. *P. lonchitis*；58. *P. subacutidens*；59. *P. xiphophyllum*；60. *Sorolepidium glaciale*. All scale bar 35 μm.

Plate V：61－72. Characters of the leaf epidermis in *Cyrtomium* and the allies under SEM　61. *Cyrtomium falcatum*；62. *C. nephrelepioides*；63. *C. balansae*；64. *Cyrtogonellum fraxinellum*；65. *Cyrtomidictyum lepidoncaulon*；66. *Phanerophlebia nobilis* var. *nobilis*；67. *Polystichum lonchitis*；68. *P. subacutidens*；69. *P. xiphophyllum*；70. *Sorolepidium glaciale*；71. *Arachnioides cavalerii*；72. *Dryopteris filix-mas*. All scale bar 10 μm.

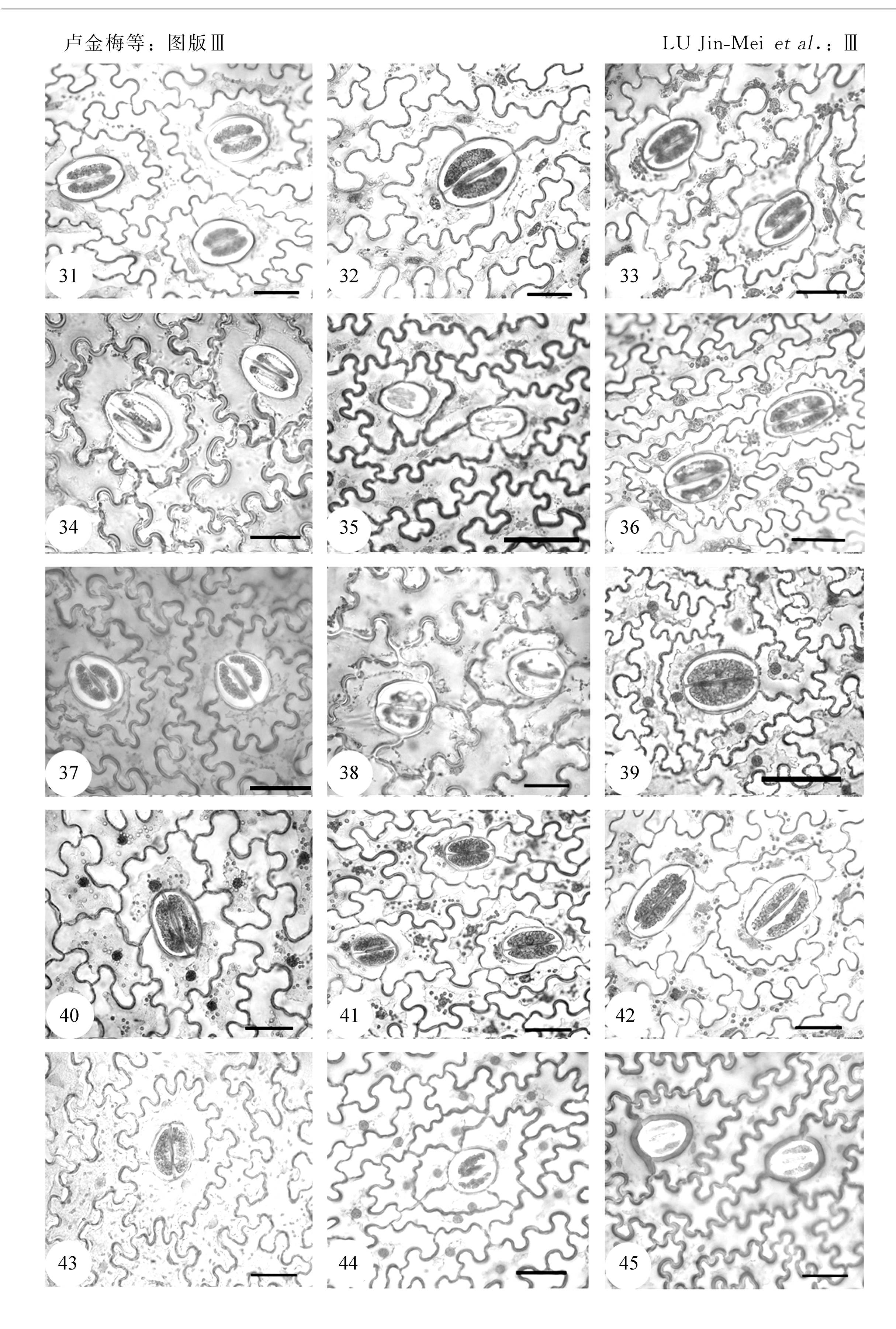
卢金梅等：图版Ⅰ LU Jin-Mei *et al*.：Ⅰ



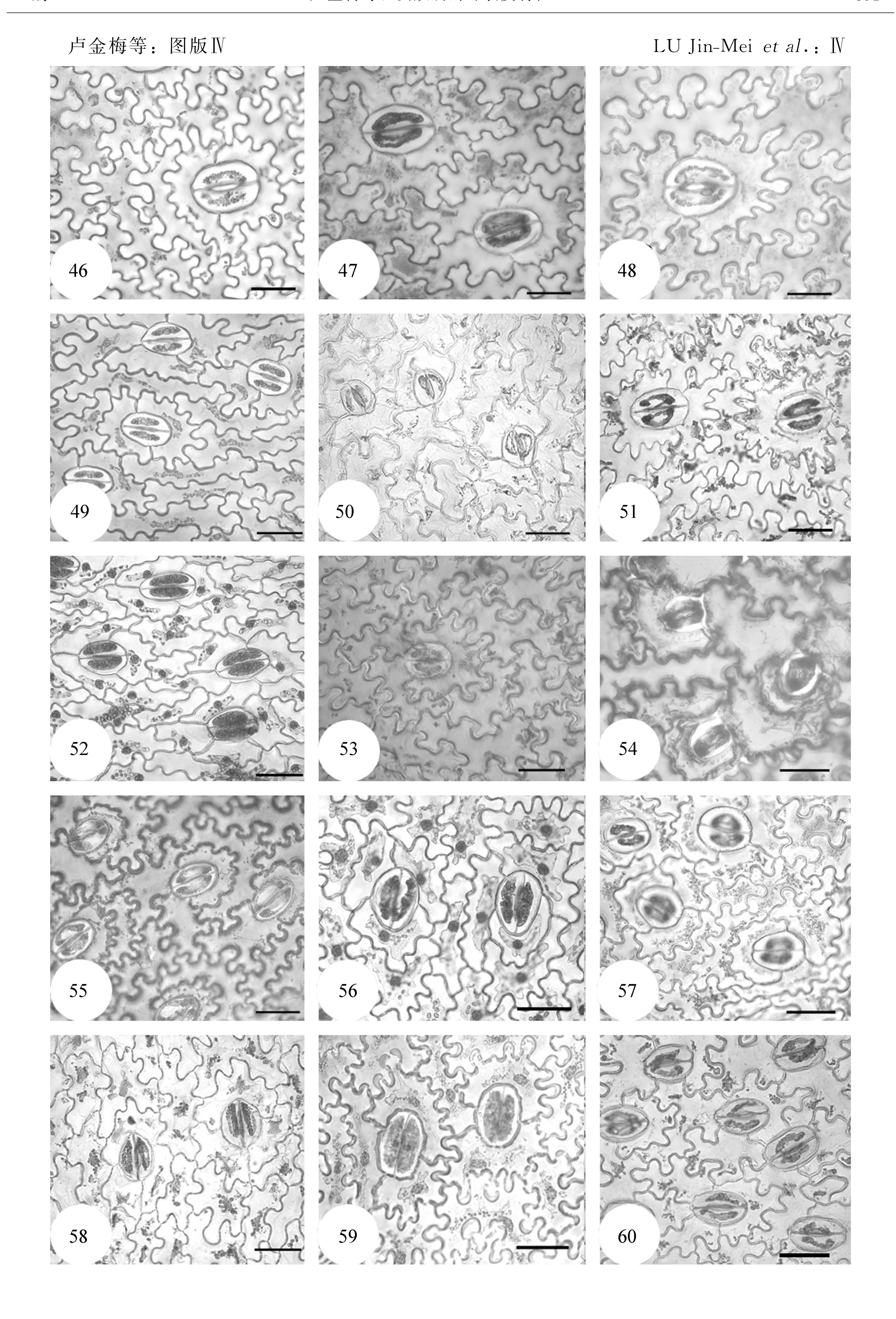
卢金梅等：图版 Ⅱ　　LU Jin-Mei *et al*.：Ⅱ



卢金梅等：图版Ⅲ LU Jin-Mei *et al*.：Ⅲ



卢金梅等：图版Ⅳ　　LU Jin-Mei *et al*.：Ⅳ



卢金梅等：图版Ⅴ LU Jin-Mei *et al*.：Ⅴ

